

## NERVENVERBINDUNGEN IN DER TUNICA VASCULOSA

Von

A. STAMMER

Institut für allgemeine Zoologie und Biologie der Universität, Szeged, Ungarn  
(Dir.: Prof. Dr. A. Ábrahám)

Von den Schichten des Auges ist die mittlere Haut, die *Tunica vasculosa*, eine anatomisch, histologisch und neurologisch wohl bekannte Schicht im Falle der Säugetiere und des Menschen; was aber die mikroskopische Innervation betrifft, ist bereits bezüglich dieser beiden Gruppen kein einheitlicher Standpunkt erreicht worden. Noch mehr gilt dies für die mikroskopische Innervation der *Chorioidea* der niederen Wirbeltiere, wo — mit Ausnahme der Untersuchungen von BOEKE (6) am Vogelaug — einschlägige Angaben überhaupt nicht vorliegen. Ich habe deshalb an einem sehr abwechslungsreichen Material aus fünf Klassen der Wirbeltiere die mikroskopische Innervation aller drei Teile der *Chorioidea* eingehend studiert.

### Versuchsmaterial und Methoden

Das Untersuchungsmaterial stammte grossenteils aus leicht zugänglichen Arten, doch erhielt ich auch Augen von Tieren, die besondere Exemplare des Budapester Zoologischen Gartens darstellten. So hatte ich Gelegenheit, die Augen von Tieren aus den verschiedensten Umgebungen mit ganz abweichender Lebensweise zu untersuchen. Ausserdem wurde mir aus der Universitäts-Augenklinik Szeged auch menschliches Material zur Verfügung gestellt.

Benutzte Tierarten: *Acipenser ruthenus*, *Abramis brama*, *Carassius carassius*, *Cyprinus carpio*, *Tinca vulgaris*, *Silurus glanis*, *Esox lucius*, *Salamandra maculosa*, *Rana esculenta*, *Rana ridibunda*, *Rana temporaria*, *Bufo bufo*, *Lacerta agilis*, *Lacerta taurica*, *Tropidonotus natrix*, *Emys orbicularis*, *Varanus griseus*, *Gallus domesticus*, *Numida meleagris*, *Meleagris gallopavo*, *Phasianus colchicus*, *Streptopelia decaocto*, *Turtur turtur*, *Columba domestica*, *Anser anser*, *Anas platyrhynchos*, *Buteo buteo*, *Circus aeruginosus*, *Circus macrurus*, *Gyps fulvus*, *Pernis ptilorhynchus*, *Passer domesticus*, *Erinaceus europaeus*, *Talpa europaea*, *Felis domestica*, *Panthera leo*, *Canis familiaris*, *Vulpes vulpes*, *Lepus cuniculus*, *Rattus rattus*, *Cavia porcellus*, *Sus scrofa domestica*, *Capreolus capreolus*, *Cervus cervus*, *Ovis aries*, *Capra ibex*, *Bos taurus*, *Equus caballus*.

Die herauspräparierte *Chorioidea* wurde zu 10–30  $\mu$  dicken Schnitten aufgearbeitet und mit den verschiedenen Modifikationen des BIELSCHOWSKY'schen Versilberungsverfahren und der Methode von JABONERO versilbert. Sehr geeignet zur leichten Orientierung waren Totalpräparate aus den Augen von Tierarten, bei denen *Chorioidea* und *Iris* dünn sind (Taube, Ratte).

### Die mikroskopische Innervation der Chorioidea

Den grössten Teil der *Tunica vasculosa* stellt die *Chorioidea* dar; eine überaus reichliche Innervation weist sie erst bei den Vögeln und dann bei den Säugern auf. Besonders gut zu studieren ist diese üppige Innervation an der pigmentfreien, bzw. pigmentarmen *Chorioidea* z. B. der weissen Taube, Gans, Ente, der weissen Ratte oder Maus und des weissen Kaninchens. Bei diesen Arten sind Lokalisation, Verlauf, Verbindungs- und Endformen der Chorioideanerven stets klar und deutlich sichtbar. Obwohl die Innervation der *Chorioidea* bei Vögeln und Säugetieren im grossen und ganzen als identisch zu nennen ist, werden doch in ihrer Erscheinungsform auffallende Unterschiede erkennbar.

Bei den Vögeln verlaufen die durch die *Sklera* hindurchtretenden *Nervi ciliares* bis zu ihrem Eintritt in die *Chorioidea* in Gestalt von mit freiem Auge sichtbaren, radial ziehenden Nervenstämmen auf einer Strecke von mehreren Millimetern zwischen der *Sklera* und der *Chorioidea* und zwischen den eintretenden Ästen macht sich eine kleinere oder grössere Entfernung bemerkbar. An den Stellen ihres Eintrittes ist das Bindegewebe der *Chorioidea* von den dichten Nervenstämmen fast völlig verdeckt. Die eintretenden Nervenstämmen sind abwärts auf den *Plexus ciliaris* gerichtet, entsenden aber inzwischen zahlreiche und kompliziert über- und untereinander herziehende Seitenastsysteme, die bei den Vögeln an der Oberfläche der *Chorioidea* propria, unmittelbar unter der *Sklera*, ein überaus reiches, grobmaschiges, oberflächliches Geflechsystem entstehen lassen (Abb. 1). An der *Chorioidea* der weissen Taube tritt das wegen der zahlreichen Nervenfasern sich intensiver färbende System oberflächlich verlaufender Nervenstämmen besonders deutlich hervor, welches an der Stelle der eintretenden Nervenstämmen sich in Gestalt kleinerer, und anderweitig grossmaschiger Geflechte auf der ganzen Oberfläche der *Chorioidea* ausbreitet. Diese oberflächlichen Geflechte bestehen aus Nervenstämmen mit annähernd gleich feinen Nervenfasern. An Totalpräparaten wird stets deutlich sichtbar, dass aus dem oberflächlich gelegenen Geflecht zahlreiche Nervenstämmen den tieferen Schichten der *Chorioidea* zustreben. Diese Stämme, bzw. die aus ihnen heraustretenden Einzelfasern bilden in der mittleren, vaskulösen Schicht der *Chorioidea* weitere Geflechte. Diese tiefer gelegenen Geflechte gestalten sich sowohl an der Oberfläche der dicht nebeneinander geordneten, parallel verlaufenden Blutgefässe, als auch in dem zwischen ihnen befindlichen Bindegewebe sehr reichlich. Im Verhältnis zu dem oberflächlichen Geflecht erscheint dieses stets als ein blasser gefärbtes System, das viele aus nur wenigen dünnen Fasern bestehende Nervenstämmen oder einzeln verlaufende dünne Fasern erkennen lässt. Ein Teil der dünnen Fasern weist auffallend zahlreiche, kleine, ziemlich dicht aufeinander folgende Verdickungen (Varikositäten) auf. Die dünnen Fasern können an der Gefässoberfläche auch kleinere Windungen vollziehen. An den Verzweigungen der kleineren Stämme machen sich oft die SCHWANN-schen Kerne auffallend bemerkbar. In den auf den Blutgefässen zur Entwicklung gelangenden Geflechten bietet die Vielzahl und Feinheit der Nervenfasern ein derart typisches und spezielles Bild, das der Nervenversorgung keines anderen Organs zu vergleichen ist.

Bei den Arten mit nicht pigmentierter *Chorioidea*, wo die Isolierung der Nervenfasern nicht durch die Fortsätze der Pigmentzellen gestört ist, ist der



Verlauf der Endäste bis zu Ende zu verfolgen. Es wird klar ersichtlich, dass die Endäste entschiedene Endformen nicht aufweisen. In den die Arterien, Venen und Kapillaren begleitenden Geflechten behalten die Endfasern ganz bis zu Ende ihre Selbständigkeit bei. Zahlreiche einzelne, etwas wellig verlaufende Endfasern sind auf langer Strecke zwischen bzw. auf den Kapillaren zu verfolgen, ohne jedoch terminal irgendeine entschiedene Endigung, Endköpfchen oder Endringe zu formen. Die Endigungen bedeuten lang verlaufende Endfasern, die — verjüngt — sich der Gefäßwand anschmiegen oder im Bindegewebe der *Chorioidea* verschwinden. Die innere, unter den Blutgefäßen befindliche Bindegewebsschicht der *Chorioidea*, die sich unmittelbar dem Pig-

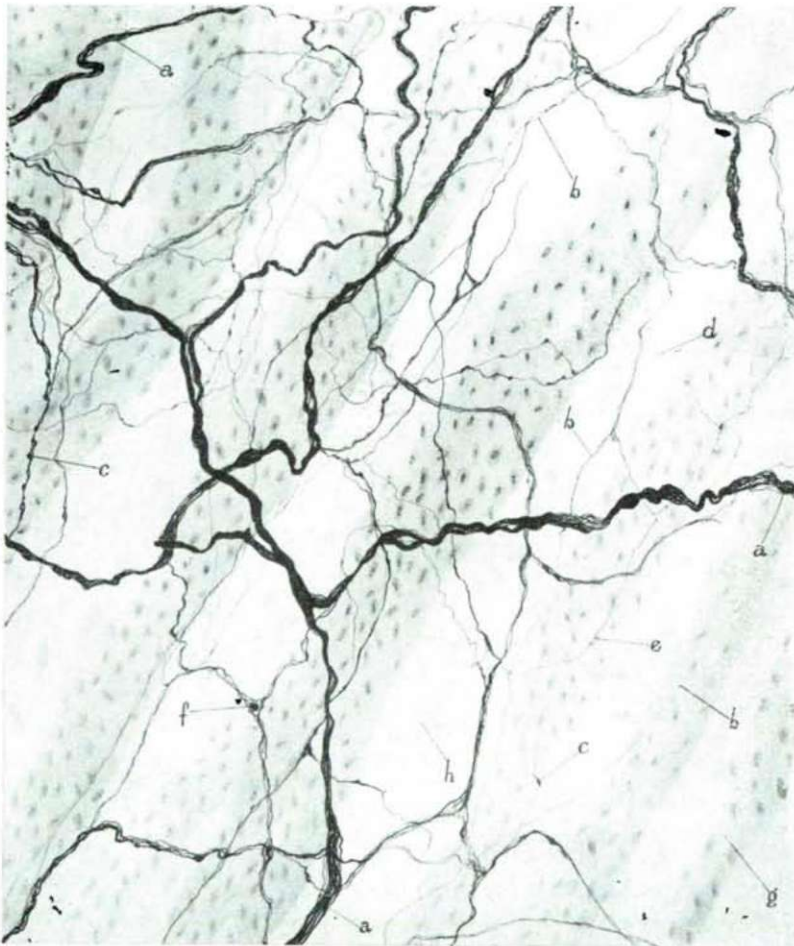


Abb. 1. *Columba domestica*: Innervation der *Chorioidea*. a) Nervenstämmchen des oberflächlichen Geflechtsystems; b) Nervenstämmchen und Nervenfasern des tiefen Geflechtsystems; c) Varikosität; d) Endfaser; e) Windung; f) Schwann-Kern; g) Blutgefäße; h) Bindegewebszellkern. Vergr. 300X. Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

mentepithel anschliesst, erweist sich als nervenarm. Ich habe keine einzige Nervenfasern in das Pigmentepithel übergehen gesehen.

In die *Chorioidea* der Säugetiere treten die die *Sklera* durchschreitenden Nerven sofort und an einer Stelle ein. Die meisten von ihnen streben auch

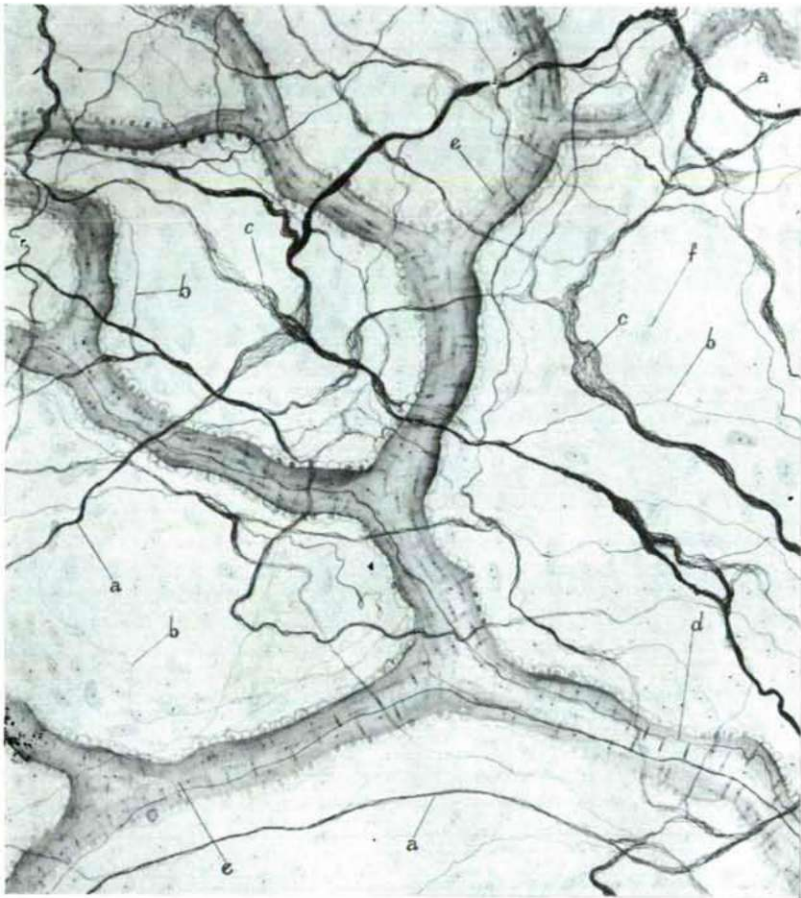


Abb. 2. *Lepus cuniculus*: Innervation der *Chorioidea*. a) Nervenstämmen und Nervenfasern des oberflächlichen Geflechtsystems; b) Nervenstämmen und Nervenfasern des tiefen Geflechtsystems; c) Neurofibrilläre Interlamelle; d) Endfaser; e) Arterie; f) Bindegewebszellkern. Vergr. 300 $\times$ . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

hier, ebenso wie bei den Vögeln, dem *Plexus ciliaris* zu, doch verzweigen einige Stämme an der Chorioideaoberfläche und sichern deren Nervenversorgung. Das oberflächliche Geflecht der Säuger ist im Verhältnis zu dem der Vögel grossmaschiger, einfacher. Im Verlauf seiner Fasern sind die Nervenfaserauflockerungen eine typische Erscheinung, in diesen treten die Fibrillen — mehrfach gewunden — an zahlreichen Punkten miteinander in Berührung. Besonders eigentümlich sind diese länglichen Auflockerungen vor den Verzweigungen.



Die den Nervenstamm bildenden Fasern sind auch hier einheitlich dünn. Die aus den oberflächlichen Nervenstämmen tiefer ziehenden Nerven folgen besonders dem nach seinem Eintritt reich verzweigenden chorioidealen Ast der *Arteria ophthalmica* (Abb. 2). Auf der Oberfläche der Venen, insbesondere der Kapillaren sind Nervenfasern überaus selten. Während bei Vögeln die eintretenden Arterienäste dicht nebeneinander und radial gelagert sind und auch bei ihrer Verzweigung parallele Anordnung verfolgen, bilden die verzweigenden Arterien, bzw. die sich vereinigenden Venen bei den Säugetieren stets einen rechten oder spitzen Winkel, weshalb sie eine verstreutere Anordnung zeigen als bei den Vögeln und die Bindegewebsräume zwischen den Blutgefässen bedeutend grösser ausfallen. Nachdem das tiefer liegende Geflecht der *Chorioidea* nur beim Eintritt und bei der Verzweigung der *Arteria ophthalmica* reich ist und in den Bindegewebsräumen Nerven nur in relativ geringer Zahl vorkommen bzw. diese vorwiegend nur durchziehende Nervenstämmen enthalten, erscheint die Nervenversorgung der *Chorioidea* der Säugetiere bzw. des Menschen im Verhältnis zu der bei den Vögeln als ärmlicher.

Eingehende Betrachtung des Nervengeflechtes der in der *Chorioidea* verzweigenden *Arterie* lässt feststellen, dass — ungeachtet der ziemlich reichen Innervation — variköse Fasern nicht darin vorkommen. Die an der Geflechtbildung beteiligten Fasern behalten ihre Selbständigkeit stets bei, die Endfasern sind auf langer Strecke auf der Oberfläche der Arterien zu verfolgen, um dann gewöhnlich verjüngt zu verschwinden (Abb. 2). Am Ende der Endfasern erscheinen ziemlich häufig kleine Endköpfchen oder Endringe und mitunter endigt eine Nervenfaser nach der Auflockerung in einer eigenartigen Doppelringbildung (Tafel Abb. 1). Im allgemeinen sind die mit neurofibrillärer Auflockerung endigenden Faserenden im zwischengelagerten Bindegewebe häufiger als in der Nähe der Blutgefässe. An den Blutgefässen der *Chorioidea* trat keine einzige Endigung von Rezeptorencharakter in Erscheinung und so ist festzustellen, dass mit einem von der *Chorioidea* ausgehenden blutdruckregulierenden Reflexmechanismus — obwohl ein solcher physiologisch angebracht erschiene — nicht zu rechnen ist.

Bei den Säugetieren ist die subchoriokapilläre Bindegewebsschicht, welche sich unmittelbar der Pigmentepithelschicht anschliesst, nicht frei von Nerven. In ihr breitet sich ein feines, sehr dünne Fasern enthaltendes Geflechtssystem aus (Tafel Abb. 2). In der *Chorioidea* des Menschen und des Pferdes sah ich, dass aus diesem subtilen Geflecht dünne, granulierte Einzelfasern zwischen die Pigmentepithelzellen traten. Obzwar keinerlei typische Unterschiede zwischen den an die Blutgefässe herantretenden, bzw. den unterhalb der Blutgefässe sich den Pigmentepithelzellen anschliessenden, in nahezu einheitlichen Ebenen erscheinenden Geflechten besteht, dürfte es sich — in Anbetracht ihrer Lage und ihrer physiologischen Aufgabe — bei den letzteren um sensible Elemente handeln.

Ausser bei Vögeln und Säugetieren habe ich die mikroskopische Innervation der *Chorioidea* auch bei Reptilien, Amphibien und Fischen untersucht. Bei allen drei Gruppen kann die *Chorioidea* als nervenarm bezeichnet werden. Bei den Eidechsen werden noch in der *Chorioidea* verlaufende Nervenstämmen sichtbar, aber nur beim Erdvaran fand ich eine an die bei den Vögeln beobachtete erinnernde — allerdings wesentlich einfachere — Form der Geflechtbildung vor. In der *Chorioidea* der Schildkröten, Frösche und Fische ist mir der Nach-

weis von Nerven bisher nicht gelungen. Bei diesen Tieren stellte ich in der *Sklera* überaus zahlreiche Nervenstämmе und deren Geflechtsysteme fest. Demnach leitet bei diesen Gruppen die *Sklera* die Nerven der Cornea und der inneren Augenmuskeln ab, während das chorioideale Bindegewebe und die darin verbleibenden Blutgefäße nervenfrei sind.

### Die mikroskopische Innervation des Corpus ciliare

Der zweite Teil der *Chorioidea*, das *Corpus ciliare*, ist — mit Ausnahme der Fische — ein wesentlicher Bestandteil des Wirbeltierauges. Seine Grundlamelle teilt es in zwei gut voneinander zu unterscheidende Teile: in den auswärts gegen die corneo-sklerale Grenze gerichteten *Musculus ciliaris* und die einwärts, der Linse zugekehrten *Processi ciliares*.

Was die Innervation des eine äusserst wichtige Funktion des Auges, die Akkomodation, regulierenden *Musculus ciliaris* betrifft, stehen sich auch heute noch verschiedene Ansichten gegenüber. Die anatomischen Verhältnisse der Muskelportionen sind hinreichend bekannt, ihre mikroskopische Innervation dagegen ist nur bei den Säugetieren und Vögeln untersucht worden. Meine Untersuchungen, die sich auch auf die Ciliarmuskeln der Amphibien und Reptilien erstreckten, haben gezeigt, dass bei den Gruppen niederer Ordnung mit grossen Unterschieden nicht gerechnet werden muss und zum Studium der sich ergebenden Fragen die anatomisch besser entwickelten Ciliarmuskeln der leicht zugänglichen Vögel und Säuger geeigneter sind.

Bei sämtlichen untersuchten Arten sah ich von dem an der Oberfläche des *Corpus ciliare* entwickelten *Plexus ciliaris* zahlreiche Nervenstämmе zu dem *Musculus ciliaris* ziehen und sich darin reich verzweigen. Die verzweigenden Nervenstämmе und Nervenfasern innervieren sowohl die doppelten glatten Muskelportionen der Amphibien, Reptilien und Säuger, als auch die dreifachen quergestreiften Muskelportionen der Vögel überaus reichlich. Bei allen untersuchten Arten kommt an den glatten Muskelzellen, bzw. bei den Vögeln an der Oberfläche der quergestreiften Muskelfasern und dem zwischengelagerten Bindegewebe ein dichtes Nervengeflecht zum Vorschein. In den die Muskelportionen in ihrer ganzen Tiefe durchziehenden Nervengeflechten habe ich vegetative Nervenzellen, die mit ihren Fortsätzen an der Geflechtbildung beteiligt gewesen wären, niemals beobachtet, obzwar in der älteren Literatur auch dies behauptende Angaben anzutreffen sind (1, 6). An den Verzweigungsstellen der Stämmе werden einige gut tingierte SCHWANN'sche Kerne sichtbar. Die Fasern des Nervengeflechtes des *Musculus ciliaris* sind in der Mehrzahl dünn, doch kommen auch dicke Fasern in ansehnlicher Zahl vor. Bereits im *Plexus ciliaris* sind die verschiedenen dicken Nervenfasern deutlich zu unterscheiden. Dies lässt die Frage auftauchen, ob die verschiedene Dicke und der sowohl anatomisch, als auch physiologisch wohlbekannte dreifache Ursprung der Nerven der inneren Augenmuskeln morphologisch miteinander in Beziehung gebracht werden dürfen. Diese Frage ist nach den einschlägigen Literaturangaben (1, 7, 8, 10) auch heute noch stark umstritten. Sie ist auf das engste mit dem anderen vieldiskutierten Problem, der Frage der Endformen, verknüpft. Da die einzige Grundlage für die Lösung dieser beiden Fragen die endgültige Entscheidung der Endigungen ist, habe



ich bei der Untersuchung der Innervation des *Musculus ciliaris* ihrem Studium die grösste Aufmerksamkeit gewidmet.

Die vergleichenden Untersuchungen führten zu der Feststellung, dass hinsichtlich der Endigungsformen im *Musculus ciliaris* zwischen Säugetieren und Vögeln sehr erhebliche Abweichungen bestehen und Unterschiede auch zwischen den eine verschiedene Lebensweise führenden Arten der einzelnen Gruppen feststellbar sind. Bei den Vögeln machten sich wesentliche Abweichungen auch in den Endigungen der verschiedenen Muskelportionen bemerkbar. Zwischen Reptilien und Amphibien waren auffallende Abweichungen nicht zu verzeichnen; natürlich ist — entsprechend dem höheren Entwicklungsgrade — der Ciliarmuskel der Reptilien differenzierter und auch reicher innerviert. Auch zwischen den Arten bestehen keine besonders charakteristische Abweichungen, allerdings ist festzustellen, dass der stärkere Gebrauch des Auges und der Entwicklungsgrad der Muskelportionen auf das innigste zusammenhängt.

Die untersuchten Säugetiere können auf Grund der Nervenendigungen in den Ciliarmuskeln in drei Gruppen geteilt werden. In die erste Gruppe gehörte das ciliare Nervengeflecht des Auges von Känguru, Seehund, Maus, Ratte, Meerschweinchen, Kaninchen und Schwein, wo die dicken und dünnen Fasern stets gut zu unterscheiden waren, aber auch die dicken Fasern durch allmähliche Verzweigung immer dünner wurden und in einem auf der Oberfläche der glatten Muskelzellen ausgebreiteten, überaus feinen Endplexus verjüngt endigten. Besondere Endformationen sind nirgends anzutreffen, es gibt nur ein Endgeflecht, in dem die terminalen Fasern ihre Selbständigkeit stets beibehalten und in Gestalt verjüngter Endfäserchen, sich den glatten Muskelzellen eng anschmiegend, verschwinden.

In die zweite Gruppe gehörten Katze, Hund und Löwe, wo an der Oberfläche der glatten Muskelzellen ein dem soeben beschriebenen ähnliches Endgeflecht erschien. An den verjüngten Endfasern erschienen ziemlich selten terminal auch kleine kompakte Endköpfchen oder Endringe, und zwar sowohl am Ende der dickeren, als auch an dem der dünneren Fasern.

Bei der dritten Säugetiergruppe: Rind, Ziege, Schaf, Hirsch, Reh und Pferd, sowie auch beim Menschen liegen die Dinge wesentlich anders. Die dünne und dicke Fasern enthaltenden Nervenstämme verzweigen ganz ähnlich wie oben erwähnt, ein Teil der dicken Fasern verdünnt sich im Geflecht, doch bleiben auch dicke Fasern erhalten, die hervortreten und sich durch ihre ganz bis zu Ende etwas dunklere Färbung und die in ihrem Verlauf eingeschalteten neurofibrillären Auflockerungen abheben. Die verschiedenen Fasertypen zeigten in jedem Falle ganz abweichend strukturierte motorische und sensorische Endformen. Am Ende der dünnen Fasern erscheinen Endköpfchen und Endringe in unglaublich grosser Zahl. Da die Untersuchung an Schnitten erfolgt, kann oft der Zusammenhang zwischen Endfaser und Endköpfchen vermisst werden, doch sind in anderen Fällen die Beziehungen auf das entschiedenste aufzufinden. Auf Grund unserer Befunde scheint auf einer Muskelzelle nicht nur eine, sondern mehrere Nervenfasern zu endigen. Die Endköpfchen erreichen im Falle des Hirsches, Rindes und Rehes ganz auffallende Grösse, sie haben gestreckte Keulenform und enthalten, wie ABRAHAM an Abbildung 18 seiner Arbeit „Über die Probleme in der Histologie des vegetativen Nervensystems“ mitteilte, neurofibrilläre Auflockerungen (2). An den Muskelzellen

des *Musculus ciliaris* von Schaf, Ziege und Pferd, sowie auch an den ciliaren Muskelfasern des Menschen finden sich ebenfalls reichlich Endigungen, die hier aber in Gestalt winzig runder kompakter Endköpfchen oder Endringe zutage treten (Abb. 3).



Abb. 3. *Ovis aries*: Innervation im *Musculus ciliaris*. a) Nervenstämmе; b) dicke Nervenfaser; c) dünne Nervenfaser; d) Endring; e) Muskelkern. Vergr. 600 $\times$ . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

Die durchwegs dunkler gefärbten und an ihren neurofibrillären Auflockerungen leicht zu erkennenden dicken Fasern weisen von den eben erwähnten ganz abweichende Endformationen auf. Sie formen weiteausgedehnte Endbaum-artige Endigungen mit neurofibrillären Lamellen (Tafel Abb. 3). Diese Endigungen erscheinen sehr häufig im Bindegewebe zwischen den Ciliarmuskelbündeln, am häufigsten aber in der *Lamina fusca* an der corneoskleralen Grenzlinie. ÁBRAHÁM hat ähnliche Endigungen aus der Sklera mitgeteilt (3). Höchstwahrscheinlich haben diese Endigungen vollkommen analogen Ursprung. Es sind Endigungen der aus dem *Nervus trigeminus* stammenden sensiblen Fasern, die teils in der Sklera, teils im *Musculus ciliaris* und teils in der *Iris* Platz nehmen.

Da diese Endigungen nur bei den letzteren Tierarten in Erscheinung traten, fragt es sich, ob ein anatomischer Unterschied zwischen den drei Gruppen besteht. Zweifellos ist festzustellen, dass bei den in die dritte Gruppe



gehörenden Tierarten die Muskelportionen weitaus besser entwickelt und differenzierter sind als bei den beiden ersteren Gruppen. Besonders gilt dies für die *Ruminantia*, wo der *Musculus ciliaris* sich vollkommen in die innere Vertiefung der corneo-skleralen Grenze hineinsenkt. Wesentlich geringeren Grades ist dieses Eindringen beim Pferde und beim Menschen. Die bei den Säugetieren gefundenen Endigungsverhältnisse geraten aber in Widerspruch zu der seit 1941 akzeptierten und verallgemeinerten Ansicht von HIRANO (8). Nach seiner Meinung sind in den Ciliarmuskeln der Säuger die motorischen Endigungen der parasymphatischen Fasern Endköpfchen und die der sympathischen Fasern ein *syncytiales Terminalretikulum*. Meine vergleichenden Untersuchungen können diese Feststellungen nicht bekräftigen, denn bei den angeführten, in die dritte Gruppe gehörenden Arten, endigen sämtliche Fasern — mit Ausnahme der sich dunkel färbenden dicken Fasern — in Endköpfchen. Bei zahlreichen Arten wieder treten die Endigungen überhaupt nicht zutage, sondern sind durch Endgeflechte vertreten. Die syncytiale Endigung der sympathischen Fasern, wie sie HIRANO schildert, ist identisch mit dem STÖHR-REISERSchen (10) *Terminalretikulum*. Nach meiner Meinung existiert ein derartiges netzartiges System der Fasern nicht, es gibt nur ein Geflecht, in dem die Fasern ihre Selbständigkeit beibehalten.

In den ciliaren Muskelfasern der Vögel haben die Nervelemente eine ganz andere Erscheinungsform wie bei den Säugern. Am auffallendsten ist der Unterschied bei den Endigungen; speziell für die Vögel ist ferner charakteristisch, dass von den drei Muskelportionen die Innervation der CRAMPTON-schen Portion auch morphologisch von der der Brücke- und MÜLLERSchen Portion abweicht (Abb. 4). Diese Unterschiedlichkeit der drei Portionen ist besonders für die Raubvögel charakteristisch. Hier sind nämlich die Muskelgruppen am differenziertesten. An der Innervation der CRAMPTONschen Muskelgruppe sind sozusagen gleichförmig dicke Fasern beteiligt. Diese Fasern erinnern in ihrem Kaliber an die dunkel imprägnierten, dicken Fasern der Säuger. Ähnlich wie bei den Säugern bilden sich auch in der CRAMPTONschen Portion an der Oberfläche der Muskelfasern bzw. in deren Zwischenräumen reiche Nerven-geflechte heraus. Charakteristisch für die Nervenfasern des Geflechts ist die saltatorische Kaliberveränderung, wobei eine Faser an einer gewissen Strecke dick ist und dann dünner wird, um sich bei einer Biegung erneut zu verdicken und dann wieder dünner zu werden. Unter den Nervenendigungen dieser Muskelportion finden sich deutlich voneinander abweichende sensible und motorische Endigungen. Die sensiblen Endigungen vertreten Muskelspindeln, die ziemlich häufig in Erscheinung treten. Eine oder mehrere quergestreifte Muskelfasern sind von einer oder mehreren Nervenfasern spiralförmig umwunden (Abb. 4/c). Wenn zwei Fasern die Spirale bilden, so kann die eine Faser heraustreten und allein weiter ziehen. Erstmals begegnete ich diesen Endigungen in der *Iris* der Raubvögel (4), spätere Untersuchungen aber zeigten, dass sie auch in der CRAMPTONschen Portion der Raubvögel allgemein sind.

Die motorischen Endigungen der CRAMPTONschen Portion sind einfacheren oder komplizierteren Typs. Die einfachen Endigungen bestehen aus 2–3 Endästen einer stark verjüngten Faser, die sich der quergestreiften Muskelfaser eng anschmiegen (Abb. 4/d). Die Endigung erscheint entschieden epilemmal. Ausser diesen einfachen Endigungen enthält der CRAMPTON-Muskel auch

bedeutend kompliziertere motorische Endigungen (Tafel Abb. 4). Diese haben Endlamellencharakter und ähneln jenen motorischen Endigungen, die in der Skelettmuskulatur der Vögel und Säuger überall anzutreffen sind. Die bei den motorischen Endlamellen der höherstehenden Wirbeltiere zu beobachtende Erscheinung, die Gruppenbildung von Muskelfaserkernen, ist auch bei diesen Endigungen vorhanden.

In der Brückeschen und MÜLLERSchen Portion des *Musculus ciliaris* der Vögel stimmen die Innervationsbilder vollkommen überein. Bei sehr vielen



Abb. 4. *Buteo lagopus*: Innervation des Cramptonschen Muskels. a) quergestreifte Muskelfaser; b) Nervenfasern; c) Muskelspindel; d) motorische Endigung. Vergr. 300 $\times$ . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.



Arten sind diese beiden Muskelportionen auch anatomisch nicht deutlich zu unterscheiden. In den diese Portionen innervierenden Nervenstämmen kommen dünne und dicke Fasern gleichermassen vor. Die dickeren Fasern werden allmählich dünner und in den Endgeflechten sind Kaliberunterschiede schon nicht mehr zu beobachten. Die Enden der selbständigen Fasern des Endgeflechtes schmiegen sich oft mit solchen einfachen und kurzen dichotomen Verzweigungen den quergestreiften Muskeln an, wie wir es bei den einfachen motorischen Endigungen des CRAMPTON-Muskels sahen (Abb. 4/d). Derartige Verzweigungen befinden sich auch im interstitiellen Bindegewebe, doch bilden an den meisten Stellen verjüngte Endfasern die Endigungen.

Die unterschiedliche Innervation der Muskelportionen bei den Vögeln, die besonders bei den Raubvögeln sehr augenfällig ist, lässt physiologische Abweichungen vermuten. Der eigentümliche quergestreifte Charakter der inneren Augenmuskeln der Vögel und die in Verbindung damit auftauchenden, viel erörterten physiologischen Beziehungen sind auch bis auf den heutigen Tag nicht erwiesen. Die erhaltenen morphologischen Ergebnisse lassen annehmen, dass die CRAMPTONSche Muskelportion abweichende physiologische Funktionen zu erfüllen hat und die hier erscheinenden motorischen Endlamellen auch willkürliche Bewegungen sichern können. Die Innervation der Ciliarmuskeln bei Reptilien und Amphibien ist schwer darstellbar. Das reine Nervenbild wird stets durch die Fortsätze der Pigmentzellen gestört. Im Ciliarmuskel beider Gruppen liegen Endgeflechte vor, in denen dicke und dünne Fasern zu unterscheiden sind, doch konnten differenzierte Endigungen nicht nachgewiesen werden. Das bei diesen beiden Gruppen erscheinende Endgeflecht erinnert stark an das Endgeflecht im Ciliarmuskel der niederen Säugetiere.

### Die mikroskopische Innervation der Iris

Die vom *Musculus ciliaris* her in die *Iris* eintretenden Nervenstämmen formen bei sämtlichen Tieren ein schichtweise angeordnetes, aber zusammenhängendes Geflecht.

Das erste Geflecht nimmt an der Oberfläche des *Stroma iridis*, unmittelbar unter dem Epithel Platz, es ist bei allen Arten überaus reichhaltig (Abb. 5 und 6). Die aus diesem Geflecht tiefer abwärts ziehenden Stämme bilden das zweite, d. h. das mittlere Geflecht, welches bei sämtlichen Gruppen die Iris-muskeln versorgt. Das dritte oder hintere Geflecht kommt im hinteren Bindegewebe der *Iris*, unterhalb des Pigmentepithels zur Entwicklung. Bei den Wirbeltiergruppen bestehen neben zahlreichen gemeinsamen Zügen auch gruppenspezifische Charakteristika. Besonders gilt dies für die zwischen Säugern und Vögeln in Erscheinung tretenden Unterschiede.

Bei den Säugetieren stellt das vordere Geflecht stets ein grobes Geflecht von zahlreiche Fasern liefernden Nervenstämmen dar. In den Nervenstämmen ziehen glattrandige dicke und mit zahlreichen Varikositäten beladene dünne Fasern. Ein grosser Teil der Fasern wird durch Verzweigungen immer dünner (Abb. 5/c), und in ihrem weiteren Verlauf erscheinen auch auf diesen die Varixen. Im vorderen Geflecht der Säugetiere bildet sich, besonders am Treffpunkt der Nervenstämmen, ein überaus schönes Nervenbild heraus. An diesen Stellen sind nämlich zwischen den Stämmen die ihre Richtung wechselnden

Fasern überaus häufig (Abb. 5). Wo die Stämme zusammentreffen und verzweigen, treten viele kleinere Stämme oder Einzelfasern aus und dringen zwischen die Bindegewebs- bzw. Pigmentzellen des *Stroma iridis* vor. Häufig begegnet man Bildern, wo einzelne Fasern über einer Pigmentzelle oder Binde-

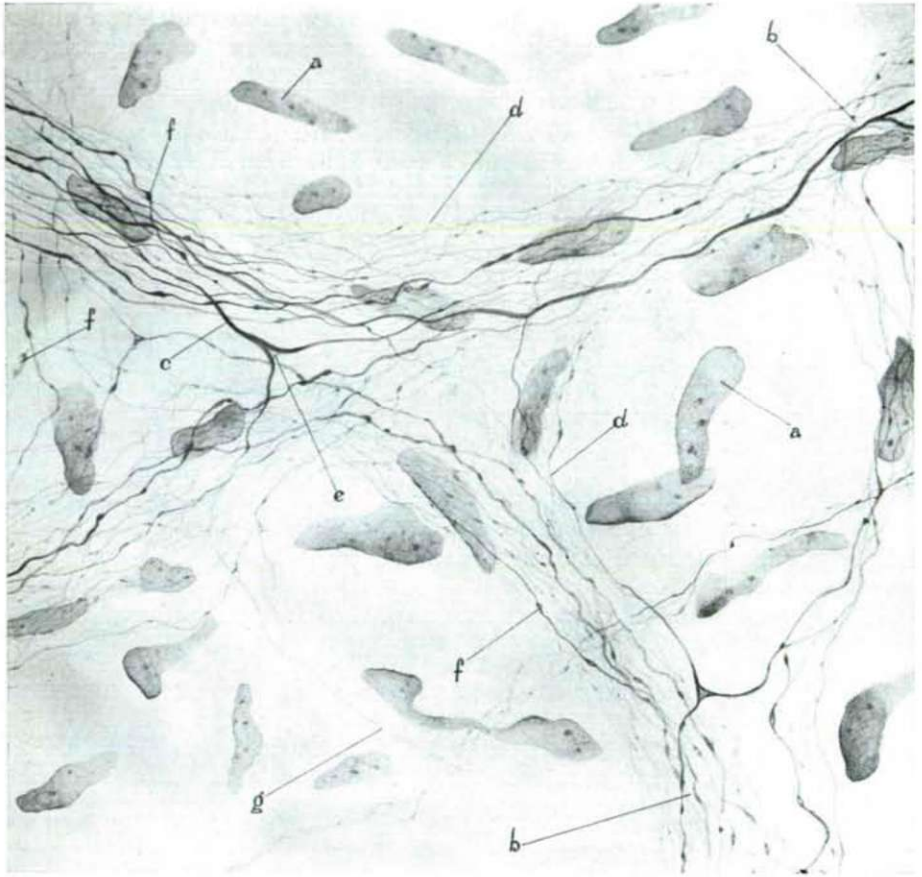


Abb. 5. *Bos taurus*: Verbindungsform der Nervenstämme im vorderen Geflecht der Iris. a) Bindegewebskern; b) Nervenstamm; c) dicke Nervenfasern; d) dünne Nervenfasern; e) Verzweigung; f) Varikosität; g) Endfaser. Vergr. 1800 $\times$ . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

gewebszelle verschwinden, so innige Beziehungen aber, dass die Nervenfasern auch in das *Plasma* eintreten, habe ich nie beobachtet. Auch in das Irisepithel eintretende Fasern habe ich nicht beobachtet. Unter das Epithel ziehen ziemlich viele Nervenfasern, doch habe ich intraepitheliale Endigungen nirgends nachweisen können. Im vorderen Teil des Irisstromas sind Blutgefäße sehr zahlreich. Das die Blutgefäße begleitende Geflecht erscheint stets selbständig. In keinem einzigen Falle habe ich gesehen, dass ein Faseraustausch zwischen dem Geflecht des *Stroma iridis* und dem der Blutgefäße stattgefunden hätte.



Die paravasalen Geflechte enthalten lediglich glattrandige, dünne Fasern, an denen Varikositäten niemals gesichtet wurden.

Ein grosser Teil der Nervenstämmе des oberflächlichen Geflechtes zieht tiefer, verzweigt in den Bündeln des *Musculus sphincter pupillae* bzw. des radial gelegenen *Musculus dilator pupillae*, wo sie deren Nervenengeflechte zustande bringen. An den Endfasern dieses Geflechtes treten terminal unterschiedene Endigungen nur höchst selten in Erscheinung, nur an den glatten Muskelzellen beim Menschen, Hirsch und Rind sah ich, dass die Endfaser kleine kompakte Endköpfchen oder Endringe formte. Diese Endköpfchen sind kleiner und auch weniger zahlreich als die an den ciliaren Muskelfasern der gleichen Arten zu beobachtenden Endigungen.

In der hinteren, über dem Pigmentepithel befindlichen Schicht des Irisstromas nimmt ein sozusagen in einer Ebene ausgebreitetes, aus dünnen, varikösen Fasern bestehendes Nervenengeflecht Platz, das besonders deutlich beim Anschluss an die unteren Bündel des *Musculus sphincter* und *dilator pupillae* hervortritt. Hier wird deutlich sichtbar, dass dieses dünne, parallel verlaufende variköse Fasern enthaltende Geflecht seine Fasern aus dem Geflecht der Iris-muskeln erhält. Besonders charakteristisch für dieses eigentümlich reiche Nervenengeflecht, welches ÁBRAHÁM in Abb. 17 seiner Arbeit „Über die Probleme in der Histologie des vegetativen Nervensystems“ mitteilt, ist, dass es niemals dicke Fasern enthält. (2) Dieses Geflecht tritt bei allen Wirbeltiergruppen in vollkommen gleicher Form in Erscheinung und unterscheidet sich strukturell von den beiden anderen Geflechten. Dieses aus dünnen, mit auffallend reichlich Varixen beladenen Fasern aufgebaute Geflecht ist bei den Fischen das gleiche wie bei den höchsten Wirbeltieren, wie ich schon in meiner Arbeit über die „mikroskopische Innervation der Augenmuskeln der Fische“ (9) bekanntgab. Möglicherweise handelt es sich bei diesem eigenartig strukturierten Gebilde um ein sensibles Geflecht. Da es die Druckveränderungen der Linse unmittelbar wahrnimmt, ist anzunehmen, dass es im Mechanismus der Akkomodation eine wichtige physiologische Rolle erfüllt.

Für die Innervation der Vogel-Iris ist charakteristisch, dass sie unter allen Wirbeltiergruppen hier am üppigsten ausfällt. Die für alle Vertebratengruppen gleichermassen typische Sonderung des dreifachen Geflechtes ist auch bei den Vögeln vorhanden, eine auffallende Abweichung im Innervationsbild ist aber, dass bei sehr vielen Vögeln, namentlich bei den Raubvögeln, infolge der zerstreuten Einzelanordnung der Muskelfasern der Iris das erste und zweite Geflechtesystem in unmittelbare Nähe miteinander geraten (Abb. 6). Jede der selbständigen quergestreiften Fasern ist reich innerviert. Es hat den Anschein, als ob die Nervenfasern der quergestreiften Muskelfasern und die Nervenfasern des vorderen Geflechtes sich untereinander vermischen und eine quergestreifte Muskelfaser nicht je eine, sondern mehrere Nervenfasern innervieren. Die andere Abweichung ist, dass, während in der Iris der übrigen Gruppen Nervenendigungen nur äusserst selten in den Geflechten zur Entstehung gelangen, bei den Vögeln ausgesprochene motorische und sensorische Endigungen gesichtet werden. Als motorische Endigungen muss das an der Oberfläche der Muskelfasern sich ausbreitende neurofibrilläre Endnetz betrachtet werden, in dem die Neurofibrillen wahre Gitterstruktur hervorbringen (Tafel Abb. 5). Diese neurofibrilläre Endformation wird stets von einer Endfaser gebildet, sie stimmt im wesentlichen mit jener Endigung überein,

die BOEKE (5) als „Grundplexus“ aus der *Iris* der Vögel mitteilt. Die Behauptung BOEKES, dass diese Endigungen sich intraplasmatisch fortsetzen, scheint mir auf Grund der lichtmikroskopischen Bilder nicht begründet. Im Sinne meiner bisherigen neurologischen Untersuchungen kann in der Innervation der Augenmuskeln eine derart grosse Abweichung nur schwer angenommen werden. Die sensorischen Endigungen erschienen in der *Iris* der Vögel in Gestalt baumartiger Verzweigungen der dicken Fasern oder als Muskelspindeln. Baumartige Verzweigungen sind sowohl im Bindegewebe zwischen den quergestreiften Muskeln, als auch im vorderen Bindegewebe der *Iris* häufig. In besonderer Häufigkeit erscheinen sie im subepithelialen Bindegewebe (Tafel Abb. 6).

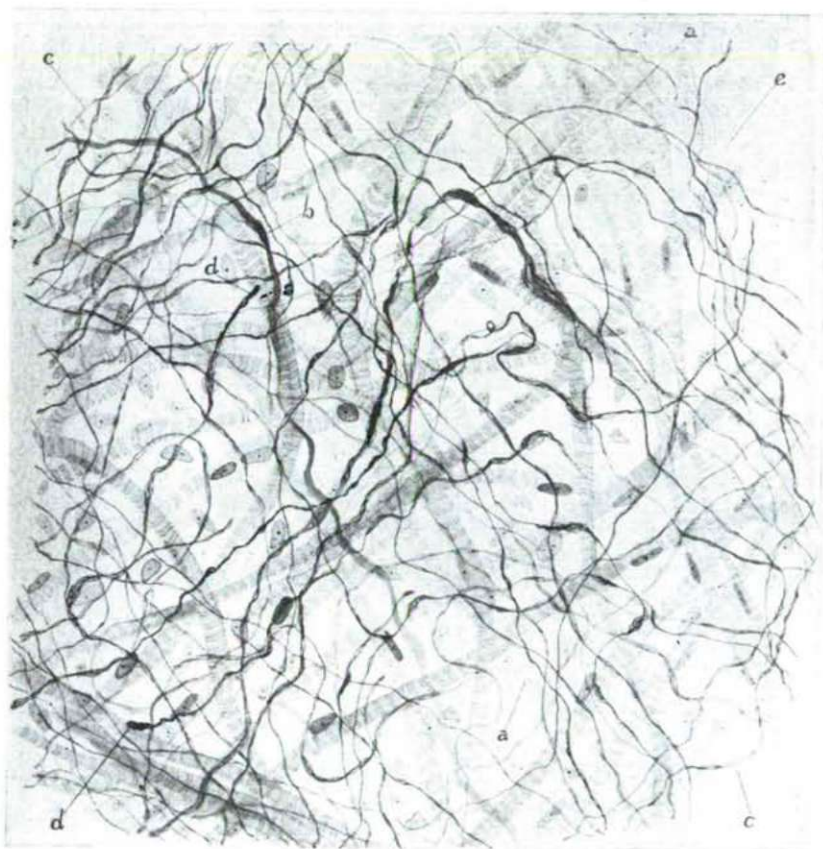
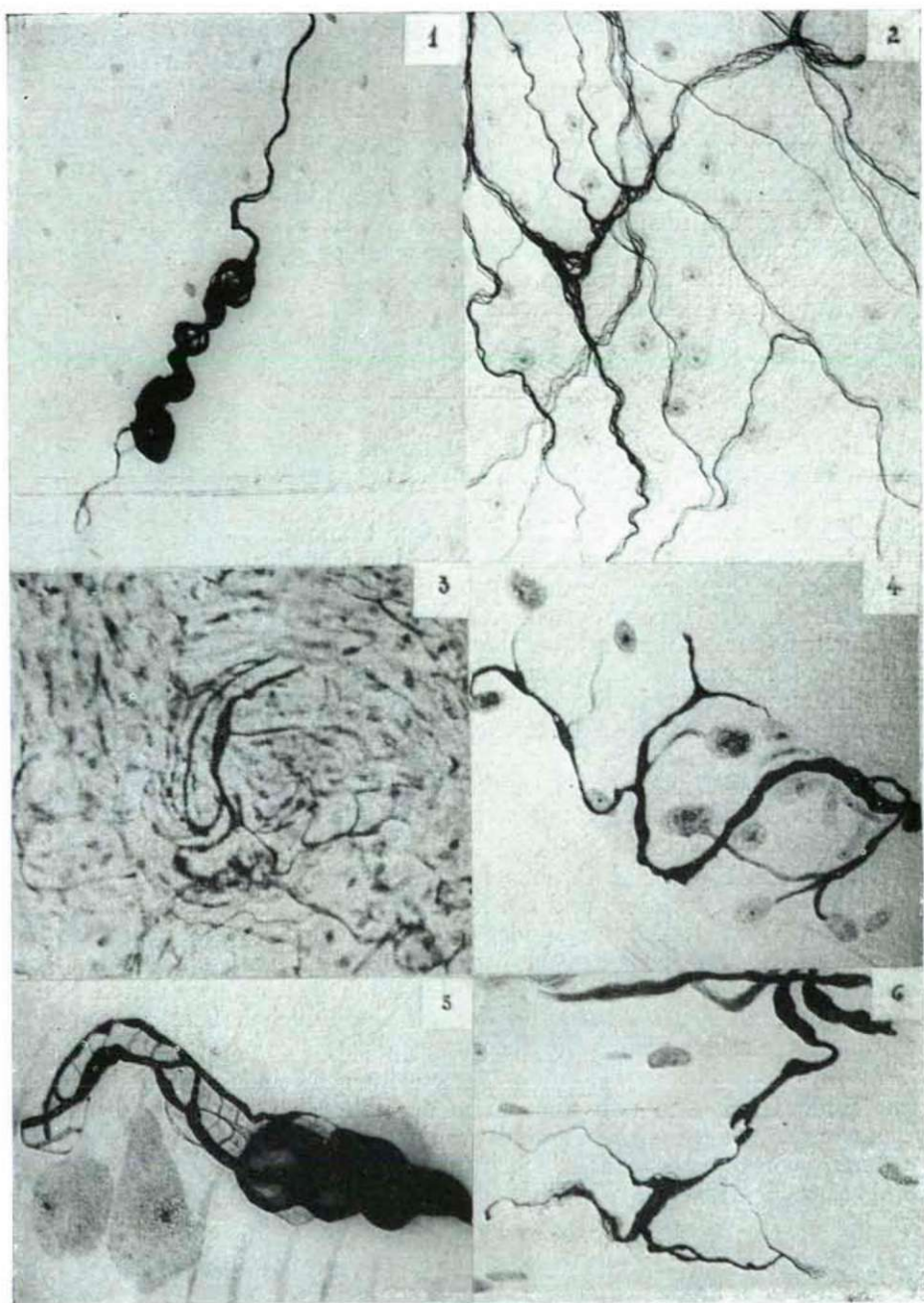


Abb. 6. *Gyps fulvus*: Innervation der *Iris*: a) quergestreifte Muskelfaser; b) dicke Nerven-faser; c) dünne Nerven-faser; d) Endigung; e) Bindegewebskern. Vergr. 400 $\times$ . Photographisch auf die Hälfte verkleinert.

Muskelspindeln, wie sie von ÁBRAHÁM (4) als Rezeptor mitgeteilt wurden, haben wir lediglich bei den Raubvögeln vorgefunden. Ein weiteres Charakteristikum der Vogeliris ist, dass die in der vorderen Schicht Platz nehmenden Blutgefässe bezüglich ihrer Grösse und die perivasalen Pigmentzellen in ihrer





Tafel

1. *Lepus cuniculus*: Nervenendigung in der Chorioidea. Vergr. 1800 $\times$ .
2. *Lepus cuniculus*: Geflechsystem unter den Pigmentepithelzellen in der Chorioidea. Vergr. 600 $\times$ .
3. *Homo*: Sensible Endigung im *Musculus ciliaris*. Mikrophotographie.
4. *Gyps fulvus*: Motorische Endlamelle im CRAMPTON-Muskel. Vergr. 1200 $\times$ .
5. *Gyps fulvus*: Motorische Endigung an der Oberfläche der Muskelfaser in der Iris. Vergr. 1200 $\times$ .
6. *Gyps fulvus*: Bindegewebe der Iris. Vergr. 1200 $\times$ .

Erscheinungsform so typische artbedingte Abweichungen aufweisen, dass sie als Merkmale für die einzelnen Arten dienen können. Das Nervengeflecht der Blutgefässe ist, ähnlich wie bei den Säugetieren, reich und selbständiger Natur.

Die Innervation der *Iris* der Fische, Amphibien und Reptilien ist im grossen und ganzen identisch und unterscheidet sich von der Innervierung der Säugetieriris nur insofern, als die Irismuskeln hier in einer einheitlich medial lokalisierten Schicht anzutreffen sind und so das dreischichtige Geflecht in diesen Gruppen am vollkommensten in Erscheinung tritt.

### Zusammenfassung

Die an der *Chorioidea* von fünf Klassen der Wirbeltiere angehörenden Tierarten angestellten vergleichenden Untersuchungen haben zu folgenden Feststellungen geführt:

1. In der Innervation der *Chorioidea* und besonders in der Erscheinungsform der Endigungen bestehen zwischen den einzelnen Gruppen und auch Arten wesentliche Abweichungen.

2. Die an der Innervation der *Chorioidea* beteiligten Fasern entstammen drei Quellen (parasymphatische *Okulomotorius*-, cervikale *Sympathikus*- und sensorische *Trigeminus*fasern), sind aber in der mikroskopischen Innervation schon nicht mehr voneinander zu unterscheiden, indem sie stets vermischt und unzertrennlich in den Geflechten erscheinen.

3. In den chorioidalen Geflechten sind Nervenzellen nicht nachweisbar.

4. In den Geflechten endigen die terminalen Fasern meistens ohne eine entschiedene Endformation aufzuweisen, verdünnt, und nur bei gewissen Säugetierarten und bei den Raubvögeln treten Endigungen massenhaft hervor.

5. Die Endköpfe und Endkugeln sind die motorischen Endigungen der Muskelfasern der Säugetiere und die Endnetze bzw. Endlamellen die der Muskelfasern der Vögel. Die im Bindegewebe erscheinenden, in neurofibrillären Lamellen endigenden, baumartigen Verzweigungen bei gewissen Säugern, sowie die im CRAMPTON-Muskel und der *Iris* der Raubvögel nachweisbaren Muskelspindeln und die im Bindegewebe der *Iris* befindlichen baumartigen freien Verzweigungen stellen sensorische Endigungen dar.

6. Im Sinne der vorliegenden Untersuchungen sind entschiedene motorische Endigungsformen und Rezeptoren ausschliesslich in den beiden höchststehenden Wirbeltiergruppen auffindbar; da sie aber auch hier nur bei gewissen Arten in Erscheinung traten, scheint ihr Vorkommen an besondere Entwicklungsgrade der Muskeln und ihre differenzierten Funktionen gebunden zu sein.

### Schrifttum

1. AGABABOW, A.: Über die Nerven in den Augenhäuten. Graefs Archiv für Ophthalm. 83, 317. 1912.
2. ÁBRAHÁM, A.: Über die Probleme in der Histologie des vegetativen Nervensystems. Acta Biol. Univ. Szeged. 2. 111. 1956.
3. ÁBRAHÁM, A.: New sensory end-apparatuses in the sklera of mammals. Acta Morph. Acad. Sci. Hung. 7. 34. 1956.



4. ÁBRAHÁM, A.: Beiträge zur Kenntnis der Interozeptoren in Bereiche des cardiovasculären Systems. *Acta Biol.* 4. 179. 1958.
5. BOEKE, J.: Zur Nervenversorgung der Augenhäute. *Zeitschr. mikr. Anat. Forschung.* 39. 477. 1936.
6. BOEKE, J.: Innervationstudien. Die Nervenversorgung des Musculus ciliaris und des Musculus sphincter iridis bei Säugern und Vögeln. *Zeitschr. mikr. Anat. Forschung.* 33. 95. 1933.
7. FRANZ, V.: Höhere Sinnesorgane. Auge. In Bolk's Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. II/2. Berlin, Wien. 1934.
8. HIRANO, N.: Nervöse Innervation des Corpus ciliare des Menschen. *Graef's Archiv für Ophthalm.* 142. 549. 1941.
9. STAMMER, A.: Az édesvízi csontoshalak szemizmainak mikroszkópikus beidegzése (Die mikroskopische Innervation der Augenmuskulatur bei Süßwasser-Knochenfischen) *Állattani Közlemények.* 46. 112. 1957.
10. STÖHR, Ph.: Mikroskopische Anatomie des vegetativen Nervensystems. In Möllendorff's Handbuch der mikr. Anatomie des Menschen. IV/5. Berlin—Göttingen—Heidelberg. 1957.